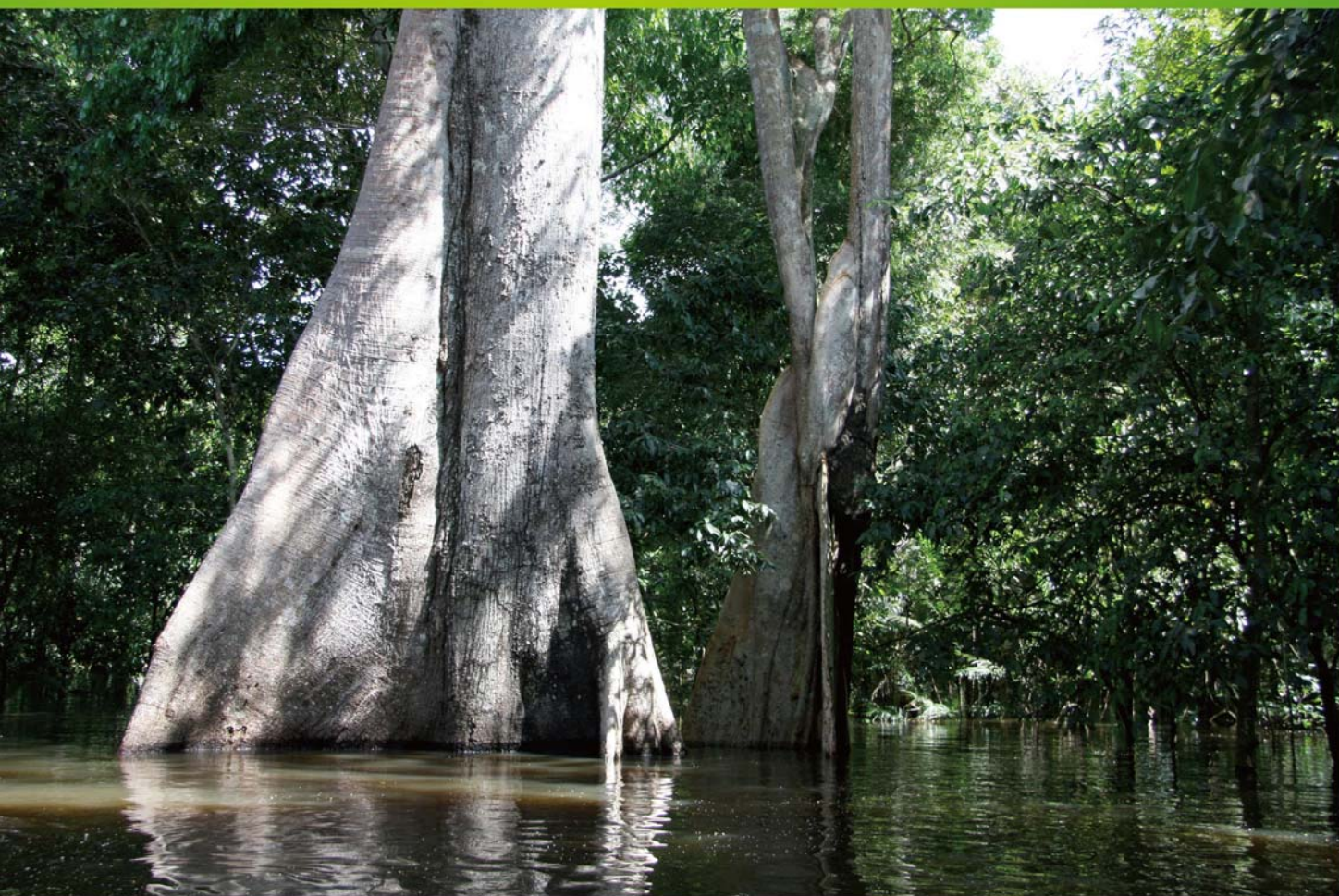


ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第31卷 第8期 Vol.31 No.8 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 8 期 2011 年 4 月 (半月刊)

目 次

塔里木河下游胡杨径向生长与地下水的关系.....	安红燕,徐海量,叶 茂,等 (2053)
冲积平原区高程因子对土壤剖面质地构型的影响——以封丘县为例.....	檀满枝,密术晓,李开丽,等 (2060)
臭氧胁迫对大豆叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响	王俊力,王 岩,赵天宏,等 (2068)
重要理化因子对小球藻生长和油脂产量的影响.....	张桂艳,温小斌,梁 芳,等 (2076)
北亚热带马尾松净生产力对气候变化的响应.....	程瑞梅,封晓辉,肖文发,等 (2086)
亚热带沟叶结缕草草坪土壤呼吸.....	李熙波,杨玉盛,曾宏达,等 (2096)
UV-B 辐射对马尾松凋落叶分解和养分释放的影响	宋新章,张慧玲,江 洪,等 (2106)
干旱胁迫下内生真菌感染对羽茅的生理生态影响.....	韩 荣,李 夏,任安芝,等 (2115)
蜜环菌对锌的耐性和富集特性.....	朱 林,程显好,李维焕,等 (2124)
干旱荒漠区狭叶锦鸡儿灌丛扩展对策.....	张建华,马成仓,刘志宏,等 (2132)
黄土高原区不同植物凋落物搭配对土壤微生物量碳、氮的影响	王春阳,周建斌,夏志敏,等 (2139)
内蒙古典型草原克氏针茅与冰草的生存策略	孙 建,刘 苗,李胜功,等 (2148)
荒漠沙柳根围 AM 真菌的空间分布	贺学礼,杨 静,赵丽莉 (2159)
开放式昼夜不同增温对单季稻影响的试验研究.....	董文军,邓艾兴,张 彬,等 (2169)
醉马草免培养内生细菌的多样性.....	张雪兵,史应武,曾 军,等 (2178)
河南生态足迹驱动因素的 Hi_PLS 分析及其发展对策	贾俊松 (2188)
禹城市耕地土壤盐分与有机质的指示克里格分析	杨奇勇,杨劲松,余世鹏 (2196)
旋覆花提取物对朱砂叶螨的生物活性及酶活性的影响.....	段丹丹,王有年,成 军,等 (2203)
白洋淀湖滨湿地岸边带氨氧化古菌与氨氧化细菌的分布特性.....	叶 磊,祝贵兵,王 雨,等 (2209)
干旱胁迫条件下 6 种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化.....	王 丁,姚 健,杨 雪,等 (2216)
梭树人工林物种多样性变化特征.....	刘 平,秦 晶,刘建昌,等 (2227)
海河流域湿地生态系统服务功能价值评价.....	江 波,欧阳志云,苗 鸿,等 (2236)
芦苇在微咸水河口湿地甲烷排放中的作用.....	马安娜,陆健健 (2245)
云南不同土壤铅背景值下大叶茶种群对铅的吸收积累特征及其遗传分化.....	刘声传,段昌群,李振华,等 (2253)
长江口和杭州湾凤鲚胃含物与海洋浮游动物的种类组成比较.....	刘守海,徐兆礼 (2263)
江西大岗山地区 7—9 月降水量的重建与分析	乔 磊,王 兵,郭 浩,等 (2272)
山核桃免耕经营的经济效益和生态效益.....	王正加,黄兴召,唐小华,等 (2281)
基于 GIS 的广州市中心城区城市森林可达性分析.....	朱耀军,王 成,贾宝全,等 (2290)
专论与综述	
土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性.....	杨庆朋,徐 明,刘洪升,等 (2301)
植物代谢速率与个体生物量关系研究进展.....	程栋梁,钟全林,林茂兹,等 (2312)
耕地生态补偿实践与研究进展	马爱慧,蔡银莺,张安录 (2321)
问题讨论	
元谋干热河谷三种植被恢复模式土壤贮水及入渗特性.....	刘 洁,李贤伟,纪中华,等 (2331)
研究简报	
中微量元素和有益元素对水稻生长和吸收镉的影响.....	胡 坤,喻 华,冯文强,等 (2341)



封面图说: 巴西热带雨林——美丽的巴西北部玛瑙斯热带雨林景观。位于南美洲的亚马逊河是世界上流域最广、流量最大的河流,孕育了世界面积最大的热带雨林,雨林中蕴藏着极丰富的生物资源。

彩图提供: 中国科学院生态环境研究中心徐卫华博士 E-mail: xuweihua@rcees.ac.cn

植物代谢速率与个体生物量关系研究进展

程栋梁¹, 钟全林^{1,*}, 林茂兹², 金美芳², 钱瑞芳¹

(1. 福建师范大学湿润亚热带生态-地理过程省部共建教育部重点实验室, 福州 350007; 2. 福建师范大学福清分校生化系, 福清 350300)

摘要:植物的各项生理生态功能(例如,呼吸、生长和繁殖)都与个体生物量成异速生长关系。West, Brown 及 Enquist 基于分形网络结构理论所提出的 WBE 模型认为:植物的代谢(呼吸)速率正比于个体生物量的 3/4 次幂。然而,恒定的“3/4 异速生长指数”与实测数据、植物生理生态学等研究之间存在矛盾,引发激烈的争论。分析了不同回归方法对代谢指数的影响,重点对植物代谢速率与个体生物量异速生长关系研究进展进行了综述,得出植物代谢指数在小个体时接近 1.0,并随着生物量的增加而系统减小,且其密切依赖于氮含量的调控的结论。据此,提出了进一步研究植物代谢速率个体生物量关系需要解决的一些科学问题。

关键词:植物代谢速率;生物量;WBE 理论;氮含量;异速生长

The advance of allometric studies on plant metabolic rates and biomass

CHENG Dongliang¹, ZHONG Quanlin^{1,*}, LIN Maozi², JIN Meifang², QIAN Ruifang¹

1 Key Laboratory of Humid Subtropical Eco-geographical Process, Fujian Normal University, Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

2 Department of Biology and Chemical Engineering, Fuqing Branch of Fujian Normal University, Fuqing 350300, China

Abstract: It has been known that body size has a profound influence on almost all characteristics of plants. Scaling, which is the study of the influence of body size on form and function, provides a useful tool to understand morphological and physiological phenomena, such as respiration, growth and reproduction. Based on the fractal branching of vascular systems of typical plants, the West, Brown and Enquist theory (denoted henceforth as the WBE theory) predicts that plant as well as animal respiration should scale as the 3/4 power of body size. Because plant respiration plays a crucial role in a wide range of ecological phenomena, ranging from the biomass accumulation of individual trees to global atmospheric CO₂ concentrations, the WBE theory has stimulated a vigorous debate concerning its validity and predictive value over the past decade, and it has received both supportive and opposing evidence. In this review, we first considerate the effects of different regression protocols on scaling exponents, focusing on ordinary least squares (OLS) and reduced major axis (RMA) regression analysis. We then review the recent advances that have improved our understanding of the scaling of plant respiration with respect to biomass, and explicitly point out that the scaling exponent varies markedly depending on plant developmental stage and nitrogen content. Briefly, the initial confirmation of the WBE theory with respect to plants was mostly derived from indirect (surrogate) measurements of metabolic rates (e.g. diameter growth rates, biomass production rates, and leaf biomass). However, substantial deviations from the predictions of the WBE theory have been observed for particular taxonomic groups or ecosystems. Using the direct measurement of plant respiration, recent studies have suggested that the scaling exponent for plant respiration is close to unity for saplings but numerically decreases as trees grow. This numerical shift in the plant respiration exponent is thought to reflect physical and physiological constraints on the allocation of plant biomass between photosynthetic and nonphotosynthetic organs over the course of plant growth. Furthermore, plant metabolism is more closely related to nitrogen content rather than total biomass because nitrogen is largely confined to living

基金项目:国家自然科学基金项目(30901151);福建省重大专项项目(2005NZ1010);福建省自然科学基金项目(2009J05056);福建省教育厅项目(JA08039)共同资助

收稿日期:2010-04-09; 修订日期:2010-09-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qlzhong@126.com

tissues and is fundamental to physiological process such as respiration. Lastly, we discuss issues to be resolved in future research that promise to further deepen our understanding of plant metabolic scaling relationship.

Key Words: plant metabolic rates; biomass; WBE theory; nitrogen content; allometry

植物的呼吸作用消耗的碳量约占自身光合固定碳量的 50%^[1],是影响大气 CO₂ 浓度变化的一个重要因素。因此,准确测定其呼吸量(即代谢速率)对于开展植物生产力和全球气候变化等研究都具有深远的意义^[2-5]。West, Brown 及 Enquist 基于分形网络结构理论所提出的 WBE 模型认为植物的呼吸速率正比于个体大小的 3/4 次幂^[6-8](图 1)。由于该理论与地表植被的水碳代谢规律密切相关,因此成为生态学研究的一个热点^[9-12],也一直存在争议。本文仅对植物代谢速率与个体大小关系研究中的争议原因及相关研究进展进行综合分析,并指出今后深入开展植物代谢速率与个体生物量间关系研究需要解决的主要科学问题。

1 代谢速率-个体大小关系与 WBE 模型

生物有机体的个体大小是长期进化过程中形成的重要特征,对生物的各个功能属性有非常重要的影响^[13]。许多个体大小相关的生物特性可以用异速生长方程来描述: $Y = \beta M^\alpha$,其中 Y 是某种生物学特征, M 是生物个体大小的某种量度(通常以生物量表示), β 是异速生长常数, α 是异速生长指数^[14-16]。自从 Huxley^[17] 给出了上述异速生长关系以后,出现了越来越多的关于动物生理、发育、生活史、解剖和生态等方面的异速生长关系。其中最为人所熟知的就是 Kleiber 法则^[18]:动物的代谢速率(B),正比于个体大小的 3/4 次幂(即, $B \propto M^{3/4}$)。1960 年 Axel Hemmingsen 发现这种 3/4 指数关系在跨越 6 个个体大小数量级的哺乳类、鱼类、爬行动物和单细胞藻类中都适用^[19]。此后,该“3/4 代谢法则”被认为是动物的一个普适规律。

最近,West, Brown 及 Enquist 提出了一个分支理论模型(称为 WBE 模型)试图解释 3/4 代谢指数关系^[6-8]。该模型是假设在植物中:(1)光合表面积最大;(2)所需的各种资源在通过内部网络输送时,所耗的能量是最小化的;(3)与能量运输过程有关的功能单位(例如叶等结构)与个体大小无关。基于上述假设,WBE 模型推导出植物的代谢速率同动物一样,也与个体大小呈 3/4 指数关系(即, $B \propto M^{3/4}$)^[6-9, 20]。然而,利用 WBE 模型解释植物代谢速率作为一个崭新的理论体系,自从提出以来就备受争议。目前对 WBE 模型解释植物代谢速率-个体大小关系的争论集中体现为两个问题:一是否存在一个恒定的代谢指数?二是 WBE 模型的生物学基础是什么?

2 是否存在一个恒定的 3/4 代谢指数?

2.1 分析方法对代谢指数的影响

在实际应用中,通常会将代谢速率与个体大小关系两边作对数转化,得到如下方程:

$$\log B = \log \beta + \alpha \log M$$

式中, B 为代谢速率, M 为个体生物量。利用 $\log B$ 对 $\log M$ 作图,通过线性回归估算出的直线斜率和 Y 轴截距分别为代谢速率与个体生物量关系的代谢指数(α)和代谢常数($\log \beta$)。目前常用的回归方法有 OLS

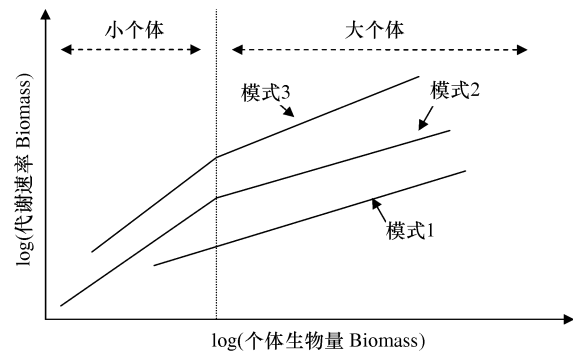


图 1 代谢速率-个体生物量之间异速生长关系示意图

Fig. 1 Predictions about the scaling relationship between plant metabolic rates and biomass

模式 1: WBE 模型^[6-8]认为植物代谢速率 B 正比于个体生物量 M 的 3/4 次幂,即, $B \propto M^{3/4}$;模式 2: Enquist 等^[21]及 Mori 等^[22]认为小个体植物(幼苗)的代谢速率正比于其个体大小,而大个体植物的代谢指数为 3/4;模式 3: Cheng 等^[23]提出小个体植物(幼苗)的代谢指数为 1.0,大个体植物的代谢指数小于 1.0,但显著大于 3/4;对于如何划分大个体与小个体,以及代谢指数的转变是突然发生还是逐渐转变,目前还没有一致的研究结果

(ordinary least squares, 最小二乘法) 与 RMA (reduced major axis, 简化主轴) 两种^[24]。OLS 与 RMA 回归主要区别在于: (1) OLS 回归是最小化所有点到拟合直线的垂直偏差的平方和, 该方法假定自变量没有测量误差, 所有误差均来自于因变量。RMA 的主要原理是最小化观测点到拟合直线在垂直、水平两个方向距离的平方和。该方法认为两个变量均存在测量误差; (2) RMA 回归被认为是对称的, 即在自变量与应变量互换情况下, 两变量之间的拟合直线不变, 其互换前后的斜率互为倒数。而 OLS 回归被认为是不对称的, 即自变量与应变量互换之后, 两变量之间的拟合直线不同, 两斜率之间不互为倒数。RMA 与 OLS 估算结果存在以下关系^[24]:

$$\alpha_{\text{RMA}} = \alpha_{\text{OLS}} / r$$

$$\log \beta_{\text{RMA}} = \overline{\log Y_o} - \alpha_{\text{RMA}} \overline{\log Y_a}$$

式中, α_{OLS} 是 OLS 回归的斜率, r 是 OLS 回归的相关系数。 $\log Y_o$ 和 $\log Y_a$ 分别代表因变量和自变量, $\overline{\log Y}$ 表示变量 $\log Y$ 的平均值。

因此, 在 r 较小的情况下, α_{OLS} 通常略小于 α_{RMA} 。例如 Li 等^[25] 利用 OLS 回归表明中国森林的代谢指数为 0.625 (95% 置信区间 0.606—0.644), 利用 RMA 回归发现代谢指数为 0.715 (95% 置信区间 0.696—0.734)。虽然对于采用哪一种方法能给出最佳回归结果还存在争议^[26-29], 但是最近的研究文献中, RMA 回归方法似乎成了代谢速率-个体大小研究的标准方法^[30-31]。

2.2 植物代谢速率替代指标研究: 不支持恒定 3/4 代谢指数

由于呼吸速率在大个体 (例如森林) 中的测定存在一定的难度, 因此早期 3/4 代谢法则在植物中的研究均未直接测定呼吸速率, 而是使用了其“替代指标”。例如, 植物茎流^[20]、叶生物量^[21]、胸径生长速率^[32]、整株生长速率^[33]等。然而, 许多试验结果并不支持存在一个恒定的 3/4 代谢指数。

Enquist 等^[32] 通过对哥斯达黎加西北部的瓜那贾斯地保护区 (ACG) 热带森林群落中 45 种植物胸径生长速率的分析发现, 40 种植物的胸径生长速率支持 WBE 模型, 从而他们认为植物的生长符合 3/4 代谢法则。但是 Coomes 和 Allen^[34] 在仔细分析 Enquist 等^[32] 使用的哥斯达黎加森林数据后发现, 样本数量显著影响代谢指数, 即, 只有在每个物种样本量超过 50 时, RMA 回归才能给出较准确的代谢指数。而 45 种热带雨林植物中有 33 个物种的样本数少于 50, 即使样本量超过 100 的 5 种植物中, 也有 4 个物种的代谢指数与 WBE 模型的预测结果存在显著差异。他们认为 WBE 没有考虑到不对称光竞争对植物胸径生长速率的影响, 从而导致预测值与实际植物生长情况不符。Russo 等^[35] 研究 56 种树种的生长后指出, 不同植物具有不同的胸径生长速率指数, 该指数与植物的最大高度显著正相关。在天然森林群落, 特别是在高密度群落中, 高度决定植物的光竞争能力, 小个体植物的生长受到不对称光竞争的限制, 而大个体植物基本不受光竞争的制约, 因此, 大个体的生长速率要高于 WBE 理论预测值。同样, Muller-Landau 等^[36] 通过对 367hm² 的 10 个热带森林永久样地的调查发现: 不同的森林样地间没有发现一致的胸径生长速率同个体大小之间的代谢指数, 不符合 WBE 模型的预测。他们也认为植物对光的不对称竞争是导致植物胸径生长速率不支持 WBE 模型的主要原因, 并进而提出了一个考虑光竞争的新的替代模型。Niklas 和 Enquist^[33] 对 Cannell^[37] 所收集的全球森林群落生产力数据进行了再分析, 表明植物的生长率同生物量之间呈 3/4 指数关系, 符合 WBE 模型。相反, Li 等^[25] 分析罗天祥^[38] 收集的来自 17 个主要森林类型、包含 1266 个样方的中国森林生产力数据, 指出不同森林类型树木个体的代谢指数在 0.41 到 1.14 之间变化, 目前没有足够的证据支持在陆生植物的代谢速率和生物量之间存在一个惟一恒定的代谢指数。随后, Cheng 等^[39] 分析上述中国森林数据发现, 随着林分年龄的增加, 其代谢指数逐渐变小, 不同森林类型代谢指数的差异可能是由于林分年龄导致的。其它的代谢速率替代指标研究结果也不完全支持 WBE 模型。例如, 植物幼苗的生长速率正比于个体大小, 而其成熟个体生长速率同个体大小之间的指数将会小于 1.0^[40]; 乔木叶生物量同个体大小之间的指数在 0.75 和 1.0 之间变动^[41]。因此, 基于植物代谢速率替代指标的研究表明, 不存在一个恒定的 3/4 代谢指数。

2.3 代谢指数会随着植物发育系统变化

2.3.1 代谢速率测定方法进展

植物整体呼吸速率的测定是一项难度很大的基础性工作, 国内外开展了大量的关于植物呼吸速率的测定

研究。主要的研究方法有离体和原位活体两种测定方法。最早离体测定是将植物地上非同化器官(干、枝)划分为不同径级,然后利用每个径级的平均呼吸速率乘以其生物量,通过累加计算呼吸速率^[42]。由于呼吸速率与其径级之间存在一定的异速关系,Yoda 等^[43]通过建立非同化器官呼吸速率与径级的数学模型,将其与植物的管道模型理论相结合^[44],获得了比较准确的整株植物呼吸速率。方精云^[2]对离体测定方法原理做了详细的论述,并研究了北京山地 3 种典型森林群落的呼吸量。Kim 等^[45]同样利用改进的离体测定方法对日本红松群落呼吸进行了测定。活体方法主要是利用大型同化室,整体包裹植物以测定呼吸速率。Yokota 等^[46-47]以及 Adu-Bredu 等^[48]利用活体方法按照不同径级对日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)进行了连续多年的呼吸速率测定。Medhurst 等^[49]利用整体同化室测定了 40 年生挪威云杉地上部分呼吸速率对气候变化的响应模式。

两种植物整体呼吸速率测定方法各有优缺点。离体测定设备相对简单,便于野外操作。但离体测定由于受树干切割引起的创伤的影响,测定的呼吸速率可能会偏高。原位活体观测不会损伤植物,能够比较真实的反应植物呼吸,但其昂贵的设备制约了其在野外的使用。Mori 等通过对日本扁柏、柳杉等 17 株植物活体与离体测定结果的比较发现,两种方法的测定结果之间没有显著差异(图 2)^[22]。随着植物特别是大个体呼吸速率准确测定方法的发展,直接验证植物呼吸速率-个体大小间的关系成为可能。

2.3.2 个体生物量影响植物代谢指数

植物呼吸速率的实测数值表明植物的代谢指数不是恒定不变的。Reich 等^[50]通过对植物幼苗(重量 $<10^3$ g)呼吸速率的测定发现:在 4 个不同的实验处理中,呼吸速率正比于个体生物量,即代谢指数 α 为 1.0,但不同试验处理的代谢常数具有显著差异。随后,Enquist 等^[21]根据小个体植物的实验结果,对 WBE 模型进行了修正(图 1)。他们认为:小个体植物与大个体植物在分支形态结构之间存在的差异,导致小个体植物的代谢指数为 1.0。如果充分考虑到这种分支形态结构的差异,WBE 模型实际上是适用于小个体植物的。其他研究结果也发现大个体与小个体植物具有不同的代谢指数,例如, Peng 等^[51]基于对 7 种灌木,351 株幼苗呼吸速率的测定,发现小个体植物的代谢速率正比于个体生物量,即代谢指数为 1.0,但随着生物量的增加,代谢指数存在递减的趋势。Mori 等^[22]对 271 株植物的整体呼吸速率数据进行分析,这些数据涵盖热带和温带,包括幼苗与成熟大树,其个体大小跨越 9 个数量级(10^{-5} — 10^4 kg),结果表明植物的代谢指数在小个体时接近 1.0,随

随着植物个体生物量的增加,代谢指数逐渐变为 $3/4$ (图 1),符合 Enquist 等^[21]对 WBE 模型的修正。但代谢指数转变的生物量阈值存在显著差异。Mori 等^[22]认为代谢指数从 1.0 向 $3/4$ 的转换发生在生物量约为 100g 时,而 Enquist 等^[21]认为这种转换发生的临界生物量约为 30g。需要指出的是 Mori 等^[22]的研究是采用了植物鲜重,因此,考虑到不同植物含水量的可能差异,有必要对大个体植物代谢速率-个体生物量进行进一步研究。Cheng 等^[23]对野外自然条件下树木呼吸速率数据分析发现,小个体(树木幼苗,生物量 <450 g)的代谢指数接近 1.0,但大个体的代谢指数为 0.81—0.85(分别为林木地上与整体部分的代谢指数),不支持 $3/4$ 代谢法则(图 1)。以上研究均表明:植物的代谢指数并不是恒定不变的,代谢指数存在一个依赖生物量的由 1.0 向 $3/4$ 或者其它数值的系统减小的变化过程。即,植物在小个体时,表现为等速生长,而随着生物量的增加,

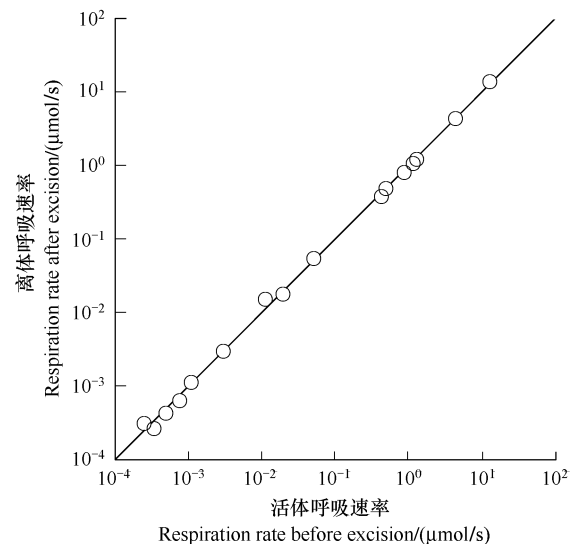


图 2 植物呼吸速率活体测定结果与离体测定结果比较^[22]

Fig. 2 The relationship between respiration rates in plants before and after excision of aboveground parts^[22]

两种方法的测定结果没有显著差异; $n=17$, $y=1.00 x^{1.00}$, $r^2=1.00$; y : 离体测定植物呼吸速率, x : 活体测定植物呼吸速率

将转变为异速生长。如果不考虑代谢指数随生物量的增加而系统减小, Cheng 等^[23]报道的代谢指数 0.81—0.82(95% 置信区间 0.79—0.84), 与 Mori 等^[22]报道的 0.838—0.844(95% 置信区间 0.82—0.86), 以及 Reich 等^[50]报道的 0.81—0.84(95% 置信区间 0.79—0.86) 代谢指数基本一致。

3 代谢指数变化的可能原因

近期大量研究认为代谢指数的系统减小可能是由于植物生长发育过程中, 生物量的积累方式造成的。木本植物通常是由具有代谢活性的组织(例如叶、边材等)和非代谢活性组织(例如心材)构成。随着植物生长发育, 会有越来越多的生物量积累在非代谢部分, 导致其代谢指数对生物量增加的响应模式与动物不同^[22-23, 52]。植物生长速率、叶生物量等代谢速率的替代因子对整株生物量增加的响应模式支持呼吸速率与个体大小的指数随生物量的增加而发生规律性变化:(1) 对于幼小植株, 尤其是小于 1a 的幼苗, 其生物量主要由代谢活性组织构成, 其生长率同生物量之间的指数接近于 1.0, 而当其成熟以后, 对于同一物种, 其生长速率同生物量之间的指数接近 3/4^[52]; (2) 植物生理学认为叶片是植物进行光合作用的主要器官, 是生态系统物质循环和能量流动的主要驱动者。植物代谢速率从根本上受到光合产物的限制, 与植物叶片密切相关。在幼苗期, 植物叶片正比于整体生物量, 随着植物个体增加, 叶片占整体生物量的比例下降, 进而导致植物单位质量的代谢速率降低; (3) 对郁闭森林群落生长速率的研究发现: 地上生长速率随着年龄的增加而逐渐减小, 与此同时, 生物量会保持相对稳定或者略有增加^[53-55]。因此, 随着林分年龄的增加, 其单位生物量的生长速率会减小, 并进而导致其代谢指数系统减小; (4) 在幼苗发育过程中, 植物的代谢指数随着生物量的增加显著下降, 而其代谢指数与植物的生物量分配模式密切相关^[51]; (5) 树木生长研究发现, 心材正比于材积的 0.73 次幂。假定代谢速率正比于生物量的 3/4, 而生物量与整体材积成正比^[56], 可以推导出, 代谢速率与心材之间的异速生长指数为 1.0。因此, 植物的这种生长发育模式可以部分地解释代谢理论与实验数据之间的矛盾。

4 植物代谢速率与个体大小关系的生物学基础

WBE 模型受到质疑的另一个原因是缺乏清晰的生物学基础。植物代谢速率不仅受到体内分支维管结构的制约, 而且受其养分供给的调控。生理生态学认为氮(N)是植物体内各种与植物光合和呼吸作用关系密切的酶(例如负责植物碳固定的二磷酸核酮糖羧化酶等)、蛋白质、叶绿素及其它生物分子的重要组成元素^[57], 因此植物的呼吸速率同 N 含量密切相关^[50, 58-60]。基于 N 在植物代谢过程中重要作用, 早期研究^[1]认为存在一个对植物不同器官(例如, 根、茎、叶)普适的呼吸速率-氮含量之间的关系。但随后研究发现不同器官具有特异的呼吸速率-氮含量关系。一般而言, 在给定 N 浓度情况下, 与根茎相比, 叶片具有较低的呼吸速率, 但不同器官的呼吸速率均随着 N 浓度的增加而增大^[16]。例如, Maier 等^[61]报道火炬松林的树干氮含量越高, 其树干呼吸就越大; N 与呼吸速率之间的关系能够很好的解释不同生境条件下植物呼吸速率的差异。Burton 等^[62]发现北美 10 个不同森林样地中, 细根的呼吸速率同 N 浓度显著相关, 且 10 个森林样地具有一致的呼吸速率-氮含量关系。Reich 等通过对植物幼苗代谢速率的测定发现, 其代谢速率正比于其氮含量(图 3)^[50]。随着植物的生长发育, 其 N 含量逐渐降低, 这也可以部分解释为何植物代谢指数随着个体的生长发育逐渐从 1.0 向接近 3/4 变化。对 11 种落叶树种养分含量和生物量的研究也表明: 代谢活性组织(叶、树皮)的氮含量正

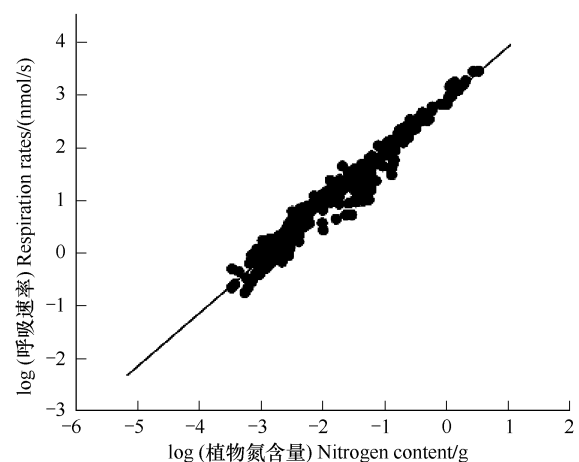


图 3 植物呼吸速率 B 正比于其氮含量 N , 即 $B \propto N$ ^[50]

Fig. 3 Log-log bivariate plots for respiration rates, B , versus nitrogen content, N . Respiration rates scales nearly isometrically with nitrogen content i. e. $B \propto N$ ^[50]

($n=315$, $r^2=0.959$, $P < 0.0001$)

比于其生物量,而茎氮含量与生物量成异速生长关系($\alpha < 1.0$),导致地上部分氮含量(N)正比于地上生物量的 0.86 次幂($N \propto M^{0.86}$),结合森林地上部分代谢速率正比于生物量的 0.82 次幂($B \propto M^{0.82}$)^[23],可以推导出:森林地上部分代谢速率与其 N 含量接近等速关系($B \propto N^{0.82/0.86} = 0.95$)。以上研究表明植物的代谢速率可能受其氮含量的严格调控。植物对 N 的利用模式可能为植物代谢速率-个体大小之间的异速生长关系提供生物学基础。

5 小结

植物呼吸作用是碳循环的重要组成部分,也是整个陆地生态系统物质循环和能量流动的维持基础。因而,代谢速率-个体大小关系目前是生物学和生态学研究热点之一,吸引了大批的生物学家对此进行深入细致的研究。基于物理和生物的基本定律,WBE 理论认为植物的代谢速率正比于个体大小 $3/4$ 次幂,物种间或者资源供给的差异仅影响代谢常数,而代谢指数基本不变,即恒定“ $3/4$ 代谢法则”。但最新研究表明^[21-23, 51]:植物的代谢指数不是恒定的 $3/4$,而是随着植物的生长发育过程发生系统的变化。一般而言,对于小个体(幼苗),植物的代谢速率正比于个体大小,即代谢指数近似为 1.0,对于大个体植物,其代谢指数小于 1.0,是否近似于 $3/4$ 还有待深入研究。这种转变可以解释不同植物代谢指数研究之间存在显著差异。另一方面,Enquist 等^[63]通过对 WBE 模型的拓展,对代谢常数的生物学意义进行了说明,但目前仍旧缺乏系统的关于代谢常数的生物学意义方面的研究。WBE 模型虽考虑了生物体对养分的传输,却并未考虑到植物发育及环境资源供给状况对代谢指数的影响。今后应当加强植物代谢速率-个体生物量之间异速生长关系的研究,并且演推到整个群落乃至生态系统尺度^[64-65],提高对未来植物碳循环模式的预测能力。以下几个方面的内容将是今后研究工作的重点:

(1)植物代谢速率-个体大小关系与环境资源供给状况的耦合 越来越多的研究指出,植物的生长速率受到资源供给的影响,如对光资源的竞争会影响到植物的生长。如何将环境资源纳入 WBE 模型,从而提高其对真实生境下植物的代谢速率的预测是目前研究的难点和热点。这种耦合主要有两种方式:①WBE 模型与生态化学计量学耦合建立新的模型,从生理生态机理方面解释植物代谢。生态化学计量学主要研究生物体内 C、N、P 元素含量及其计量比对其各项生理生态特性,以及对整个生态系统功能和结构的影响^[66-67]。该理论认为生物体较大生长速率必然对应较高的 $N:P$ 比。植物的代谢速率与植物生长密切相关,Enquist 等^[63]通过对 WBE 模型的拓展,将植物的生长、碳平衡以及植物的功能性状进行了整合。Allen 和 Gillooly^[68]根据植物的平衡生长模型将植物代谢生态学与化学计量学连结,为了解生态系统物质循环和能量流动提供了新的理论框架。②直接将环境资源供给状况整合到异速生长方程内。可能的方式之一为利用米氏方程(Michaelis-Menten Equation, $R/(K_m+R)$)来表述资源供给情况对植物代谢速率的影响: $Y = \beta M^\alpha (R/(K_m+R))$,式中 R 为环境资源供给, K_m 为生物量依赖的达到最大代谢速率一半时的资源供给量^[69]。

(2)代谢指数转换的规律研究 近年大量研究认为,植物的代谢指数存在一个从 1.0 向 $3/4$ 或者其它数值的转换过程。如何划分大个体与小个体即指数转化发生时的临界生物量阈值范围,以及代谢指数的转变是突然发生还是逐渐转变?目前还没有取得一致的结论^[70]。Mori 等^[22]认为植物代谢指数的变化是一渐变过程,即在植物小于 1.0g 时,代谢指数为 1.0,在超过 100g 时接近 $3/4$ 。越来越多的研究指出植物代谢指数的转变可能是由于植物发育过程中,具有代谢活性组织(例如叶片和边材)占整个生物量的比值逐渐下降所导致。因此,代谢指数的转变可能会随着植物发育逐渐变化,并导致在对数尺度上,植物代谢速率和个体生物量之间呈非线性关系^[22-23, 50-51]。有关动物方面的研究结果显示^[71]:代谢指数随着生物量的增加而逐渐增加,即对于生物量较小的动物,其代谢指数接近 $2/3$,而对于生物量较大的动物,其代谢指数接近 $3/4$,并认为动物代谢速率与个体生物量之间的关系最好的拟合方式为一元二次函数。因此,未来需要更多的植物发育过程中,代谢活性与非代谢活性组织分配关系及代谢速率数据以确定转化生物量阈值和转化模式。

(3)代谢速率的调控机理研究 氮被认为在植物的代谢过程中具有重要作用。一般而言,不同器官氮含量与植物呼吸速率呈线性相关。在小个体幼苗阶段,植物的代谢速率正比于其 N 含量,但这种关系能否适用

于大个体,目前还缺乏系统研究。另一方面,越来越多的证据表明植物的各种生理活动也密切依赖于磷含量,且氮含量与磷含量密切相关^[72]。这方面研究这将有助于揭示植物代谢速率的内在生理生态学基础,具有重要的理论和实践意义。

References:

- [1] Ryan M G. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1991, 1: 157-167.
- [2] Fang J Y. An approach to estimating respiration of forest community and its application. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(1): 88-94.
- [3] Fang J Y, Chen A P, Peng C H, Zhao S Q, Ci L J. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292(5525): 2320-2322.
- [4] Zu Y G. CO₂ Flux of a Larch Plantation in Northeast China. Beijing: Science Press, 2006.
- [5] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-187.
- [6] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309): 122-126.
- [7] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 1999, 400: 664-667.
- [8] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 2001, 413: 628-631.
- [9] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [10] Deng J M, Wang G X, Morris E C, Wei X P, Li D X, Chen B M, Zhao C M, Liu J, Wang Y. Plant mass-density relationship along a moisture gradient in north-west China. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 953-958.
- [11] Li Y, Li H T, Jin D M, Sun S C. Application of WBE model to ecology: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3018-3031.
- [12] Han W X, Fang J Y. Review on the mechanism models of allometric scaling laws: 3/4 vs. 2/3 power. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(4): 951-960.
- [13] Calder W A. Size, Function and Life History. Cambridge: Harvard University Press, 1984.
- [14] Niklas K J. Plant Allometry, the Scaling of Form and Process. Chicago: University of Chicago Press, 1994:412.
- [15] Marquet P A, Quiñones R A, Abades S, Labra F, Togelli M, Arim M, Rivadeneira M. Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology*, 2005, 208: 1749-1769.
- [16] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, Wright I J, Oleksyn J, Machado J L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 2008, 11(8): 793-801.
- [17] Huxley J S. Problems of Relative Growth. London: Methuen Press, 1932: 1-276.
- [18] Kleiber M. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 1932, 6: 315-353.
- [19] Hemmingsen A M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. Reports of the Steno Memorial Hospital and the Nordisk Insulin laboratorium, Copenhagen, 1960, 9: 1-110.
- [20] Enquist B J, Brown J H, West G B. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 1998, 395: 163-165.
- [21] Enquist B J, Allen A P, Brown J H, Gillooly J F, Kerkhoff A J, Niklas K J, Price C A, West G B. Biological scaling: does the exception prove the rule? *Nature*, 2007, 445: E9-E10.
- [22] Mori S, Yamaji K, Ishida A, Prokushkin S G, Masyagina O V, Hagihara A, Hoque A T, Suwa R, Osawa A, Nishizono T, Ueda T, Kinjo M, Miyagi T, Kajimoto T, Koike T, Matsuura Y, Toma T, Zyryanova O A, Abaimov A P, Awaya Y, Araki M G, Kawasaki T, Chiba Y, Umari M. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2010, 107(4): 1447-1451.
- [23] Cheng D L, Li T, Zhong Q L, Wang G X. Scaling relationship between tree respiration rates and biomass. *Biology Letters*, 2010, 6(5): 715-717.
- [24] Sokal R R, Rohlf F J. Biometry. 2nd Edition. New York: WH Freeman, 1981.
- [25] Li H T, Han X G, Wu J G. Lack of evidence for 3/4 scaling of metabolism in terrestrial plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(10): 1173-1183.
- [26] Smith R J. Rethinking allometry. *Journal of Theoretical Biology*, 1980, 87(1): 97-111.
- [27] Seim E, Saether B E. On rethinking allometry: which regression model to use?. *Journal of Theoretical Biology*, 1983, 104: 161-168.
- [28] Rayner J M V. Linear relations in biomechanics: the statistics of scaling functions. *Journal of Zoology London A*, 1985, 206: 415-439.
- [29] Smith R J. Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. *American Journal of Physical Anthropology*, 2009, 140(3): 476-486.
- [30] Niklas K J. A phyletic perspective on the allometry of plant biomass and functional organ-categories. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 27-40.

- [31] White E P, Enquist B J, Green J L. On estimating the exponent of power-law frequency distributions. *Ecology*, 2008, 89(4): 905-912.
- [32] Enquist B J, West G B, Charnov E L, Brown J H. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. *Nature*, 1999, 401: 907-911.
- [33] Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2001, 98(5): 2922-2927.
- [34] Coomes D A, Allen R B. Testing the metabolic scaling theory of tree growth. *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1369-1373.
- [35] Russo S E, Wiser S K, Coomes D A. Growth-size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the metabolic ecology model. *Ecology Letters*, 2007, 10(10): 889-901.
- [36] Muller-Landau H C, Condit R S, Chave J, Thomas S C, Bohlman S A, Bunyavejchewin S, Davies S, Foster R, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Harms K E, Hart T, Hubbell S P, Itoh A, Kassim A R, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Makana JR, Ohkubo T, Sukumar R, Sun IF, Nur Supardi M N, Tan S, Thompson J, Valencia R, Muñoz G V, Wills C, Yamakura T, Chuyong G, Dattaraja H S, Esufali S, Hall P, Hernandez C, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Suresh H S, Thomas D, Vallejo M I, Ashton P. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth, and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, 2006, 9(5): 575-588.
- [37] Cannell M G R. *World Forest Biomass and Primary Production Data*. London: Academic Press, 1982.
- [38] Luo T X. *Patterns of Biological Production and its Mathematical Models for Main Forest Types of China*. Beijing: Committee of Synthesis Investigation of Natural Resources(the Chinese Academy of Sciences), 1996.
- [39] Cheng D L, Wang G X, Zhong Q L. Age-related relationship between tree's annual productivity and body size, testing the metabolic theory of ecology. *Polish Journal of Ecology*, 2009, 57(3): 441-449.
- [40] Cheng D L, Niklas K J. Above-and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Annals of Botany*, 2007, 99(1): 95-102.
- [41] Makela A, Valentine H T. Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology*, 2006, 87(12): 2967-2972.
- [42] Moller C M, Müller D, Nielsen J. Respiration in stem and branches of beech. *Det Forstlige Forsøgsvaesen I Danmark*, 1954, 21: 273-301.
- [43] Yoda K, Shinazaki K, Ogawa H, Hozumi K, Kira T. Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. *Journal of Biology*, Osaka City University, 1965, 16: 15-26.
- [44] Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T. A quantitative analysis of plant form. The pipe model theory II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 1964, 14(4): 133-139.
- [45] Kim M H, Nakane K, Lee J T, Bang H S, Na Y E. Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(2/3): 283-290.
- [46] Yokota T, Ogawa K, Hagihara A. Dependence of the aboveground respiration of hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) on tree size. *Tree Physiology*, 1994, 14(5): 467-479.
- [47] Yokota T, Hagihara A. Changes in the relationship between tree size and aboveground respiration in field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees over three years. *Tree Physiology*, 1998, 18(1): 37-43.
- [48] Adu-Bredu S, Yokota T, Hagihara A. Respiratory behaviour of young hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees under field conditions. *Annals of Botany*, 1996, 77: 623-628.
- [49] Medhurst J, Parsby J, Linder S, Wallin G, Ceschia E, Slaney M. A whole-tree chamber system for examining tree-level physiological responses of field-grown trees to environmental variation and climate change. *Plant Cell Environment*, 2006, 29(9): 1853-1869.
- [50] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439(7075): 457-461.
- [51] Peng Y H, Niklas K J, Reich P B, Sun S C. Ontogenetic shift in the scaling of dark respiration with whole-plant mass in seven shrub species. *Functional Ecology*, 2010, 24(3): 502-512.
- [52] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory?. *Biological Reviews*, 2004, 79(4): 871-889.
- [53] Ryan M G, Waring R H. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*, 1992, 73(6): 2100-2108.
- [54] Gower S T, McMurtrie R, Murty D. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11(9): 378-382.
- [55] Berger U, Hildenbrandt H, Grimm V. Age-related decline in forest production: modeling the effects of growth limitation, neighborhood competition and self-thinning. *Journal of Ecology*, 2004, 92(5): 846-853.
- [56] Pérez Cordero L D, Kanninen M. Heartwood, sapwood and bark content, and wood dry density of young and mature teak (*Tectona grandis*) trees grown in Costa Rica. *Silva Fenn*, 2003, 37(1): 45-54.

- [57] Vrede T, Dobberfuhl D R, Koijman S A L M, Elser J J. Fundamental connections among organism C:N:P stoichiometry, macromolecular composition and growth. *Ecology*, 2004, 85: 1217-1229.
- [58] Niklas K J, Owens T, Reich P B, Cobb E D. Nitrogen /phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 2005, 8 (6): 636-642.
- [59] Makarieva A M, Gorshkov V G, Li B L, Chown S L, Reich P B, Gavrillov V M. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains: evidence for life's metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2008, 105 (44): 16994-16999.
- [60] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B, Zytowskiak R. Coupling of respiration, nitrogen, and sugars underlies convergent temperature acclimation in *Pinus banksiana* across wide-ranging sites and populations. *Global Change Biology*, 2008, 14(4): 782-797.
- [61] Maier C A, Zarnoch S J, Dougherty P M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. *Tree Physiology*, 1998, 18: 11-20.
- [62] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, Hendrick R L, Allen, M F. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, 131: 559-568.
- [63] Enquist B J, Brown J H, West G B. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2009, 106(17): 7040-7045.
- [64] Enquist B J, Egnomo E P, Huxman T E, Allen A P, Ignace D D, Gillooly J F. Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 423: 639-642.
- [65] Piao S L, Luysaert S, Ciais P, Janssens I A, Chen A, Cao C, Fang J Y, Friedlingstein P, Luo Y Q, Wang S P. Forest annual carbon cost: a global scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology*, 2010, 91: 652-661.
- [66] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002.
- [67] Elser J, Bracken M, Cleland E, Gruner D, Harpole S, Hillebrand H, Ngai J, Seabloom E, Shurin J, Smith J. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary production in freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10: 1135-1142.
- [68] Allen A P, Gillooly J F. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters*, 2009, 12(5): 369-384.
- [69] Lopez-Urrutia A, San Martin E, Harris R P, Irigoien X. Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2006, 103(23): 8739-8744.
- [70] Hedin L O. Hedin replies. *Nature*, 2007, 445: E11-E11.
- [71] Kolokotronis T, Savage V, Deeds E J, Fontana W. Curvature in metabolic scaling. *Nature*, 2010, 464: 753-756.
- [72] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J, Niklas K J, Hedin L, Elser J J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 277(1683): 877-883.

参考文献:

- [2] 方精云. 森林群落呼吸量的研究方法及其应用的探讨. *植物学报*, 1999, 41(1): 88-94.
- [4] 祖元刚. 中国东北落叶松人工林的 CO₂ 通量. 北京: 科学出版社, 2006.
- [11] 李妍, 李海涛, 金冬梅, 孙书存. WBE 模型及其在生态学中的应用: 研究概述. *生态学报*, 2007, 27(7): 3018-3031.
- [12] 韩文轩, 方精云. 幂指数异速生长机制模型综述. *植物生态学报*, 2008, 32(4): 951-960.
- [38] 罗天祥. 中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型. 北京: 中国科学院研究生院(国家计划委员会自然资源综合考察委员会), 1996.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 8 April, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

The relationship between <i>Populus euphratica</i> 's radial increment and groundwater level at the lower reach of Tarim River	AN Hongyan, XU Hailiang, YE Mao, et al (2053)
Influence of elevation factor on soil profile texture configuration: a case study of the alluvial plain of Fengqiu County	TAN Manzhi, MI Shuxiao, LI Kaili, et al (2060)
Effects of ozone on AsA-GSH cycle in soybean leaves	WANG Junli, WANG Yan, ZHAO Tianhong, et al (2068)
The effects of physical and chemical factors on the growth and lipid production of <i>Chlorella</i>	ZHANG Guiyan, WEN Xiaobin, LIANG Fang, et al (2076)
Response of net productivity of masson pine plantation to climate change in North Subtropical Region	CHENG Ruimei, FENG Xiaohui, XIAO Wenfa, et al (2086)
Soil respiration of <i>Zoysia matrella</i> turfgrass in subtropics	LI Xibo, YANG Yusheng, ZENG Hongda, et al (2096)
Effect of UV-B radiation on the leaf litter decomposition and nutrient release of <i>Pinus massoniana</i>	SONG Xinzhang, ZHANG Huiling, JIANG Hong, et al (2106)
Physiological ecological effect of endophyte infection on <i>Achnatherum sibiricum</i> under drought stress	HAN Rong, LI Xia, REN Anzhi, et al (2115)
Zinc Tolerance and Accumulation Characteristics of <i>Armillaria mellea</i>	ZHU Lin, CHENG Xianhao, LI Weihuan, et al (2124)
Expansion strategies of <i>Caragana stenophylla</i> in the arid desert region	ZHANG Jianhua, MA Chengchang, LIU Zhihong, et al (2132)
Effects of mixed plant residues from the Loess Plateau on microbial biomass carbon and nitrogen in soil	WANG Chunyang, ZHOU Jianbin, XIA Zhimin, et al (2139)
Survival strategy of <i>Stipa krylovii</i> and <i>Agropyron cristatum</i> in typical steppe of Inner Mongolia	SUN Jian, LIU Miao, LI Shenggong, et al (2148)
Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in <i>Salix psammophila</i> root-zone soil in Inner Mongolia desert	HE Xueli, YANG Jing, ZHAO Lili (2159)
An experimental study on the the effects of different diurnal warming regimes on single cropping rice with Free Air Temperature Increased (FATI) facility	DONG Wenjun, DENG Aixing, ZHANG Bin, et al (2169)
Endophytic bacterial diversity in <i>Achnatherum inebrians</i> by culture-independent approach	ZHANG Xuebing, SHI Yingwu, ZENG Jun, et al (2178)
Hierarchical Partial Least Squares (Hi_PLS) model analysis of the driving factors of Henan's Ecological Footprint (EF) and its development strategy	JIA Junsong (2188)
Evaluation on spatial distribution of soil salinity and soil organic matter by indicator Kriging in Yucheng City	YANG Qiyong, YANG Jinsong, YU Shipeng (2196)
The toxicity of lupeol of <i>Inula britannica</i> on <i>Tetranychus cinnabarinus</i> and its effects on mite enzyme activity	DUAN Dandan, WANG Younian, CHENG Jun, et al (2203)
Abundance and biodiversity of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in littoral wetland of Baiyangdian Lake, North China	YE Lei, ZHU Guibing, WANG Yu, et al (2209)
Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in Karst mount area under different drought stress intensities: Taking six forestation seedlings in karst Mountainous region for example	WANG Ding, YAO Jian, YANG Xue, et al (2216)
Comparison of structure and species diversity of <i>Eucalyptus</i> community	LIU Ping, QIN Jing, LIU Jianchang, et al (2227)
Ecosystem services valuation of the Haihe River basin wetlands	JIANG Bo, OUYANG Zhiyun, MIAO Hong, et al (2236)
Effects of <i>Phragmites australis</i> on methane emission from a brackish estuarine wetland	MA Anna, LU Jianjian (2245)
Genetic differentiation and the characteristics of uptake and accumulation of lead among <i>Camellia sinensis</i> populations under different background lead concentrations of soils in Yunnan, China	LIU Shengchuan, DUAN Changqun, LI Zhenhua, et al (2253)
Comparison of zooplankton lists between <i>Coilia mystus</i> food contents and collections from the Yangtze River Estuary & Hangzhou Bay	LIU Shouhai, XU Zhaoli (2263)
Reconstruction and analysis of July-September precipitation in Mt. Dagangshan, China	QIAO Lei, WANG Bing, GUO Hao, et al (2272)
Analysis on economic and ecological benefits of no-tillage management of <i>Carya cathayensis</i>	WANG Zhengjia, HUANG Xingzhao, TANG Xiaohua, et al (2281)
GIS-based analysis of the accessibility of urban forests in the central city of Guangzhou, China	ZHU Yaojun, WANG Cheng, JIA Baoquan, et al (2290)
Review and Monograph	
Impact factors and uncertainties of the temperature sensitivity of soil respiration	YANG Qingpeng, XU Ming, LIU Hongsheng, et al (2301)
The advance of allometric studies on plant metabolic rates and biomass	CHENG Dongliang, ZHONG Quanlin, LIN Maozi, et al (2312)
Practice and the research progress on eco-compensation for cultivated land	MA Aihui, CAI Yinying, ZHANG Anlu (2321)
Discussion	
Soil water holding capacities and infiltration characteristics of three vegetation restoration models in dry-hot valley of Yuanmou	LIU Jie, LI Xianwei, JI Zhonghua, et al (2331)
Scientific Note	
Effects of secondary, micro- and beneficial elements on rice growth and cadmium uptake	HU Kun, YU Hua, FENG Wenqiang, et al (2341)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1; 影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 8 期 (2011 年 4 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 8 2011

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel:(010)62941099
www.ecologica.cn
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 冯宗炜
主 管 中国科学技术协会
主 办 中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085

Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

印 刷 北京北林印刷厂
发 行 科 学 出 版 社
地址:东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail:journal@espg.net

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China
Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@espg.net

订 购 全国各地邮局
国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京 399 信箱
邮政编码:100044

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China

广告经营
许 可 证 京海工商广字第 8013 号



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元